Geruchsorgan und Riechvermögen bei Vögeln

INAUGURAL-DISSERTATION

der Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg

zur

Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von

Ernst Fink

aus München

1963

VEB Gustav Fischer, Jena

1965

Als Dissertation genehmigt von der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Erlangen - Nürnberg

Dekan: Universitätsprofessor Dr. Behrens

I. Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. Neuhaus

II. Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. Stammer

Tag der mündlichen Prüfung: 27. November 1963

Sonderdruck aus: Zool. Jb. Physiol. Bd. 71, S. 429—450 (1965)

Meinen lieben Eltern in Dankbarkeit gewidmet

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41536502_0072

Zool. Jb. Physiol. Bd. 71, S. 429—450 (1965)

Nachdruck verboten
Übersetzungsrecht vorbehalten

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg

Geruchsorgan und Riechvermögen bei Vögeln

Von Ernst Fink

Mit 11 Abbildungen im Text

Inhaltsverzeichnis

A. Einleitung 429

B. Untersuchungen 430

1. Histologische Untersuchungen des Riechepithels bei Tauben 430
2. Elektrophysiologische Untersuchung des Bulbus olfactorius der Taube 434
3. Untersuchung spontaner olfactorischer Reaktionen 439
4. Dressurversuche 442

a) Dressurversuche mit Tauben. Duftstoff Buttersäure 442
b) Dressurversuche mit Tauben. Duftstoff Eugenol 443
c) Dressurversuche mit einem Rotkehlchen. Duftstoff Amylacetat 444
d) Dressurversuche mit einer Blaumeise. Duftstoff Skatol 445
e) Dressurversuche mit einer Amsel. Duftstoffe Rosenöl und Eugenol 446
f) Dressurversuche mit Gänsen. Duftstoff Buttersäure 446

C. Diskussion der Ergebnisse 447

D. Zusammenfassung 449

E. Literatur 449

A. Einleitung

„Rerum naturae Scriptores non parum inter se dissentiunt circa Avium olfactum. Sunt enim qui sensum hunc segnem admodum obtusum in Alitibus esse doceant, dum alii contra acri et exquisito Volucres olfactu praeditas esse contendunt ..." schreibt Scarpa, der erste, der sich näher mit dem Geruchsinn der Wirbeltiere befaßte, 1789 über das Riechvermögen der Vögel. Die damaligen Meinungsverschiedenheiten bestehen noch heute, obgleich seither zahlreiche Untersuchungen ergangen sind.

So stellten ein Riechvermögen fest Strong (1911) bei Lachtauben (*Turtur risorius* L.), Nolte (1927) bei Enten (*Anas platyrhyncha* L.), Bajandurow und

Larin (1935) bei Tauben (*Columba livia* L.), Salverda ter Laag (1935) bei Zeisigen (*Carduelis spinus* L.), Zahn (1935) bei Tauben, Rotkehlchen (*Erithacus rubecula* L.), Grasmücken (Art?), Amsel (*Turdus merula* L.), Blaumeise (*Parus coerulues* L.) und Enten, Wagner (1939) bei Rotkehlchen, Hamrum (1953) bei *Colinus virginianus* und Michelsen (1959) bei Tauben.

Keinerlei geruchliche Wahrnehmung dagegen zeigten in ausgedehnten Versuchen bei Hill (1905) Truthühner (*Meleagris gallopavo* L.), bei Soudek (1927) Tauben, Rebhühner (*Perdix perdix* L.), Hausenten u. a., bei Walter (1943) Tauben, Zeisige, Sittiche (Art?) und Enten und bei Calvin (1957) Tauben.

Unter allen diesen Dressurversuchen verdienen die positiv verlaufenen von Zahn und Michelsen und die negativ verlaufenen von Walter besonderes Interesse. Alle übrigen Angaben über das Riechvermögen der Vögel beruhen auf mehr oder weniger zufälligen Beobachtungen. Bei vielen erfolgreichen Dressuren ist optische Wahrnehmung oder Trigeminusreizung nicht ausgeschlossen, oder die Ergebnisse sind statistisch unzureichend gesichert.

Herrn Professor Dr. Walter Neuhaus danke ich für die Themastellung und die stets gewährte Hilfe, insbesondere bei statistischen und elektrophysiologischen Fragen.

Herrn Professor Dr. Hans Jürgen Stammer danke ich für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und das stete Interesse am Fortgang der Versuche.

B. Untersuchungen

Zur Klärung des vorliegenden Sachverhaltes wurden angestellt:

1. histologische Untersuchungen des Riechepithels bei Tauben,
2. elektrophysiologische Untersuchungen des Bulbus olfactorius bei Tauben,
3. Untersuchung spontaner olfactorischer Atemänderungen bei Gänsen,
4. Dressurversuche mit Tauben, Rotkehlchen, Blaumeisen, Amseln und Gänsen.

1. Histologische Untersuchungen des Riechepithels bei Tauben

Die Nasenhöhle der Vögel schließt in ihrer Entwicklung an die der Saurier an. Wir unterscheiden einen Vorhof und die eigentliche Nasenhöhle. Als Neubildung entsteht in ersterem eine Muschel, die Vorhofmuschel oder Praeconcha. Die Nasenhöhle wird durch die eigentliche Muschel, mittlere Muschel oder Concha, in eine untere und obere Hälfte geteilt. Letztere stellt die eigentliche Riechhöhle dar. In sie ragt bei den meisten Vögeln eine dritte Muschel (Postconcha) hinein. Die knöcherne Begrenzung der Nasenhöhle wird vom Praemaxillare, Maxillare, Nasale und Palatinum gebildet. Das in der Mitte herabhängende Septum teilt sie in zwei Hälften. Durch die äußeren Öffnungen wie auch durch die primären und sekundären Choanen kann sie bei der Atmung von Luft durchströmt werden. Untersuchungen über die Nasenhöhle der Vögel veröffentlichten Scarpa (1789), Gegenbaur (1873), Giebel (1873) und Technau (1936).

Die Praeconcha ist mit mehrschichtigem Plattenepithel bedeckt. Weiter nach innen geht dieses in unverhorntes Epithel über, das allgemein die mittlere Muschel und den Hauptteil des Septums überzieht. Das olfactorische Epithel beschränkt sich in der Regel auf die Postconcha und den oberen Teil des Septums.

Die bisher an der Riechschleimhaut der Vögel durchgeführten Untersuchungen von Schultze (1862), Krause (1922) und Ishihara (1932) bringen keine deutlichen Abbildungen der Riechzellen selbst, was zu eigenen histologischen Untersuchungen Anlaß gab, um sicher zu gehen, daß hier nicht irgendwelche Besonderheiten vorliegen, die sich auf das Riechvermögen auswirken könnten.

Material und Methode

Die Untersuchungen wurden an den Köpfen von Haustauben (*Columba livia* L.) angestellt. Bei einigen Tieren erfolgte Supravitalfärbung mit Trypanblau in Anlehnung an Müller (1950). Nach Betäubung durch einen Schlag auf den Hinterkopf wurde das Tier dekapitiert, Unterschnabel und Kopfhaut rasch entfernt und der Kopf in die 20 °C warme Farblösung übertragen, und zwar mit dem Hinterende voran, damit die Luft aus der Nasenhöhle durch die Nasenlöcher entweichen konnte. Zur sicheren Entfernung sämtlicher Luftblasen wurde das Gefäß mit Kopf und Lösung in einen Exsiccator übertragen, der an eine Wasserstrahlpumpe angeschlossen wurde. Vollständige Benetzung der Riechschleimhaut mit der Farblösung war damit gewährleistet. Diese bestand aus einer 0,5%igen NaCl-Lösung, die 2% Trypanblau enthielt. Der Kopf blieb 25 min. in der Lösung. Zur Darstellung der zentralen Fortsätze der Riechzellen wird diese Zeit besser noch überschritten. Fixierung in „Susa" 3 Tage, Alkoholpassage und Paraffineinbettung nach Romeis (1948).

Zur Färbung mit Eisenhämatoxylin wurde sofort in „Susa" fixiert (2—3 Tage). Entwässerung und Einbettung wie oben. Die Schnitte wurden nach Heidenhain gefärbt. Nur wenn die Differenzierung genau im rechten Augenblick unterbrochen wird, ist die Färbung der Stützzellen schwächer als die der Riechzellen. Trotzdem sind meist nur die Kerne der beiden Zellarten deutlich zu unterscheiden. In der Darstellung der peripheren Fortsätze ist die Trypanblaufärbung deutlich überlegen.

Ergebnisse

Abbildung 1 zeigt einen Querschnitt durch die Nasenhöhle einer einjährigen Taube auf der Höhe der mittleren Muschel. Diese ist eine einfache knorpelige Einstülpung der Nasenwand. Eine obere Muschel fehlt. Das Riechepithel beginnt am Rande der mittleren Muschel, bedeckt deren Oberseite und zieht sich über die Riechhöhle auf das Septum hinüber, auf dem es bis über die Mitte hinabreicht. Deutlich ist die Regio olfactoria gegen die Regio respiratoria abgegrenzt. Auffallend sind die Bowmanschen Drüsen, die im Bereich der Olfactoria die Schleimzellen der Respiratoria ablösen. Sie färben sich bei Supravitalfärbung wie der von ihnen sezernierte Schleim stark mit Trypanblau an.

Das Riechepithel (Abb. 2) ist 85—95 μm dick, bei Einbeziehung der darunter liegenden Bowmanschen Drüsen 230—240 μm. Auf dem Riechepithel ist eine Schicht von Sekret aus diesen Drüsen in einer durchschnittlichen Dicke von 20 μm ausgebreitet.

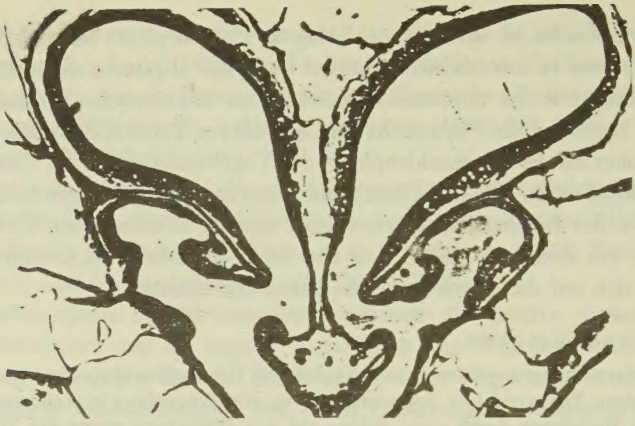

Abb. 1. Querschnitt durch die Nasenhöhle einer einjährigen Taube. Vergr. 1 : 10, Färbung Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN.

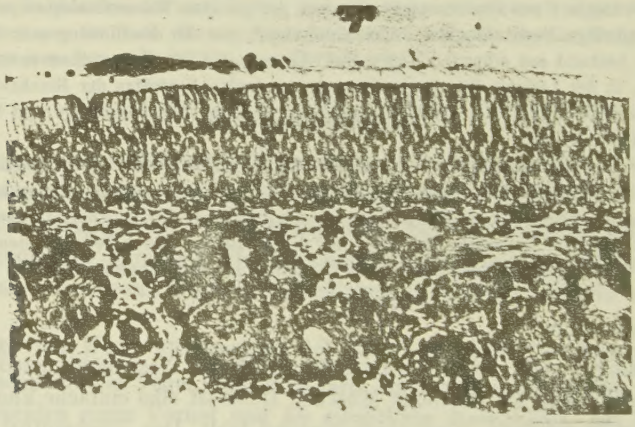

Abb. 2. Ausschnitt aus der Regio olfactoria des Präparates von Abb. 1. Vergr. 240 : 1, Schnittdicke 8 μm.

Die Stützzellen sind von zylindrischer Gestalt und enthalten einen ovalen Kern, der sich mit Eisenhämatoxylin stark anfärbt. Ihr zentraler Fortsatz ist fadenförmig und teilweise verzweigt. Er endet an der Epithel-Propriagrenze. Die Kerne der Stützzellen bilden eine einheitliche Lage in einer Entfernung von etwa 30 μm von der Epitheloberfläche. Darunter liegen in drei bis vier Schichten die Kerne der Riechzellen, die ihre dünnen peripheren Fortsätze (Abb. 2, 3, 4) zwischen die Stützzellen schieben. Diese peripheren Fortsätze sind nach Lage des Zellkerns 40—90 μm

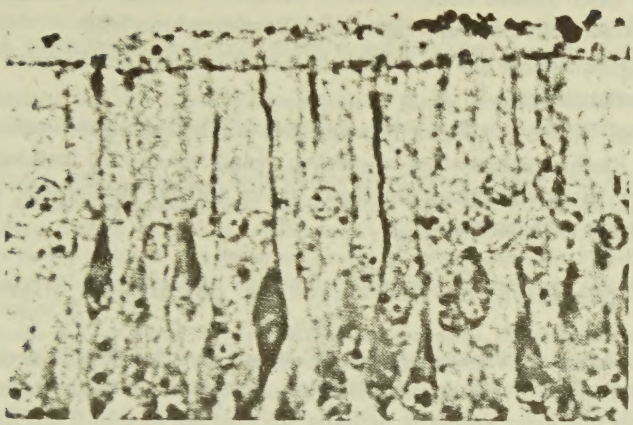

Abb. 3. Riechzellen der Regio olfactoria einer einjährigen Taube. Vergr. 900 : 1, Färbung Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, Schnittdicke 6 μm.

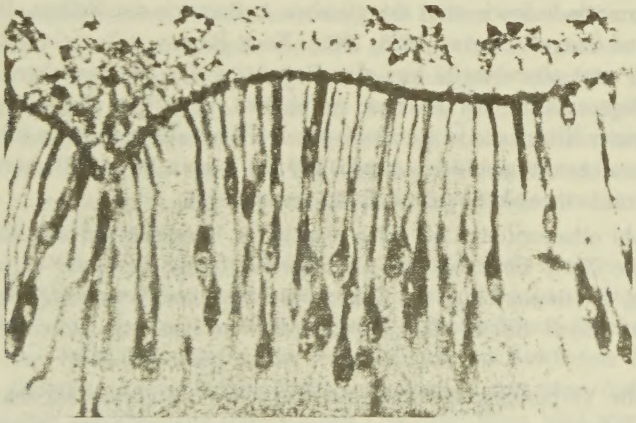

Abb. 4. Riechzellen der Regio olfactoria einer dreijährigen Taube. Supravitalfärbung mit Trypanblau. Vergr. 800 : 1, Schnittdicke 10 μm.

lang und etwa 1 μm dick. Sie endigen mit einer knopfigen Verdickung, der zahlreiche etwa 12—15 μm lange Härchen entspringen. Knotige Verdickungen unterhalb der Epitheloberfläche, wie sie MÜLLER (1950) bei den Riechzellen von Hund und Maus beschrieben hat, besitzt der periphere Fortsatz der Riechzellen der Taube nicht.

Die zentralen Fortsätze der Riechzellen durchsetzen die Propria und vereinigen sich zu den marklosen Bündelchen des Nervus olfactorius. Epithel und Propria

werden von einer dünnen Schicht kleiner rundlicher Zellen, die als Basalzellen anzusprechen sind, getrennt. Eine eigentliche Basalmembran fehlt.

Eine Pigmentierung des Riechepithels, wie sie uns von den Säugern bekannt ist, war nicht festzustellen.

Von dem Fehlen des Pigmentes und den knötchenartigen Verdickungen des peripheren Riechzellenfortsatzes abgesehen, entsprechen die histologischen Verhältnisse der Riechschleimhaut durchaus denen anderer Wirbeltiere, deren Riechvermögen sicher nachgewiesen ist.

2. Elektrophysiologische Untersuchung des Bulbus olfactorius der Taube

Das Riechhirn der Vögel zeigt, verglichen mit dem der Reptilien, eine deutliche Rückentwicklung. Ein eigentlicher Bulbus olfactorius ist nicht vorhanden. Man spricht besser von einer Formatio bulbaris, die die Lobi olfactorii mit Ausnahme der caudalen Hälfte des dorsalen Abschnittes überzieht. Hier enden die Fasern der Riechzellen und treten in den Glomeruli mit den Dendriten der Mitral- und Pinselzellen in Verbindung.

Die Formatio bulbaris zeigt den gleichen Aufbau wie der Bulbus olfactorius der Reptilien und Säuger (Crosby 1938, 1939). Nach Ramon y Cajal (1893) und Kappers (1908) setzt aber bereits hier eine Reduktion der olfactorischen Bahnen ein; denn im Gegensatz zu den Fischen, Amphibien, Reptilien und Säugern, wo die Dendriten einer Mitralzelle in der Regel nur 1 Glomerulus aufsuchen oder höchstens 2—3 Glomeruli zusammenfassen, werden bei den Vögeln 10—20 Glomeruli von einer Mitralzelle zusammengeschaltet (v. Gehuchten 1897).

Die Lobi olfactorii sind bei allen Vögeln im Vergleich mit den Reptilien auffallend klein. Nach Turner (1891) beträgt die Länge der Lobi bei den meisten Vögeln 10% der Gesamtlänge des Gehirns. Bei manchen Arten (*Ardeidae*, *Anatidae*) steigt dieser Anteil auf 18—20%, während er bei anderen (*Corvidae*) unter 6% fällt.

Über die Verbindung der Lobi mit anderen Gehirnteilen ist sehr wenig Zuverlässiges bekannt, was mit ihrer geringen Entwicklung zusammenhängt. Deutlich ausgebildet ist allein eine Verbindung zum Diencephalon (Kappers 1908), was für die Deutung der durchgeführten Versuche besonders wichtig ist.

Material und Methode

An frisch dekapitierten Tauben wurden Nervus und Bulbus olfactorius präpariert, wobei eine kleine Kreissäge zur Durchtrennung der Schädeldecke gute Dienste leistete. Sorgfältig mußten auch die Hirnhäute durchtrennt werden, weil sonst bei der Einführung von Elektroden sehr leicht Druckverletzungen eintraten. An die Trachea wurde eine Luftleitung angeschlossen, durch die —

mit einem Rotameter gemessen — etwa 4 cm³ Luft/sec von einer Luftpumpe durchgesaugt werden konnten. Der Schnabel wurde zugebunden, so daß Luft allein durch die Nasenlöcher eintreten konnte.

Dieses Präparat wurde in einem Mikromanipulator (Leitz) innerhalb eines Faradaykäfigs befestigt. Unter Binokularkontrolle wurden Ableitelektroden in Nervus oder Bulbus olfactorius eingesenkt.

Als Elektroden dienten 0,015 mm dicke Chrom-Nickeldrähte, die mit einer dünnen Siliconharzschicht bis auf den Spitzenquerschnitt isoliert waren. Über zwei RC-Verstärker (linear von 1 Hz bis 150 KHz) wurden sie an ein „Oscilloscript"-Registriergerät (Philips) angeschlossen. Dieses zeichnete bis 300 Hz linear, was für unsere Zwecke ausreichend war. De Vorteil des Oscilloscript gegenüber einem Oscillographen liegt in der sofortigen Aufzeichnung aller auftretenden Potentialänderungen.

Als Riechreize wurden Duftproben in Glasröhrchen verwendet, die geöffnet vor die Nasenöffnungen gehalten wurden, und zwar einerseits unvermischte Stoffe (Buttersäure, Benzylaceton, Buttersäureäthylester), andererseits Stoffgemische (Buttersäure, Buttersäureäthylester, Benzylaceton, Amylacetat, Eugenol, Kampheröl, Pyridin, Skatol), von denen letztere so kombiniert wurden, daß möglichst viele der etwaigen Riechzellentypen erregt werden würden.

Ergebnisse

In Übereinstimmung mit Feststellungen von Adrian (1955), Ottoson (1962) u. a. an Säugern und anderen Wirbeltieren zeigt der Bulbus von Tauben nach Duftreizen langsame Potentialänderungen, die nach einer gewissen Latenzzeit einsetzen. (Abb. 5). Diese können, so wie sie hier registriert wurden, nicht als genau aufgezeichnet angesehen werden, da der RC-Verstärker zwar eine relativ hohe Zeitkonstante hat, aber doch keine lang dauernden Potentialschwankungen erfassen kann. Es ist demnach nur das Auftreten, nicht die Art langsamer Potentialänderungen nachgewiesen. Sie stammen nach Ottoson aus der Zone der Glomeruli. Ein Luftstrom allein ergibt keine Aktivität.

Außerdem treten kurze Potentialänderungen auf, wie sie als Erregungsentladungen von den verschiedenen Sinneszellen, bzw. ihren Neuriten bekannt sind. Sie sind hier auf die Aktivität vorwiegend der Mitralzellen zurückzuführen (Ottoson 1962). Abb. 6 zeigt eine verhältnismäßig starke Ruheaktivität bei duftfreiem Luftstrom, die sich beim Einsetzen dieses Stromes nicht veränderte. Sofort beim Auftreten des Duftes erhöht sich die Frequenz einer Einheit (Neuron), dann wird aber vorübergehend die Aktivität weitgehend unterdrückt. Nach etwa 4 sec setzt sie mit langsamer Frequenz in alter Höhe wieder ein.

In anderen Fällen (Abb. 7) wurde Luft diskontinuierlich durchgesaugt. Strömte duftfreie Luft durch die Nase, änderte sich an der Spontanaktivität nichts. Nach kurzem Duftreiz war die Aktivität des betreffenden Neurons unterdrückt. Erst einige Sekunden später zeigte sich lang anhaltende Impulsaktivität mehrerer anderer Einheiten.

In einem Versuch mit kontinuierlichem Luftstrom (Abb. 8) ist zunächst nur schwache Impulsaktivität zu sehen, die dann mit Abklingen des Reizes übergeht in

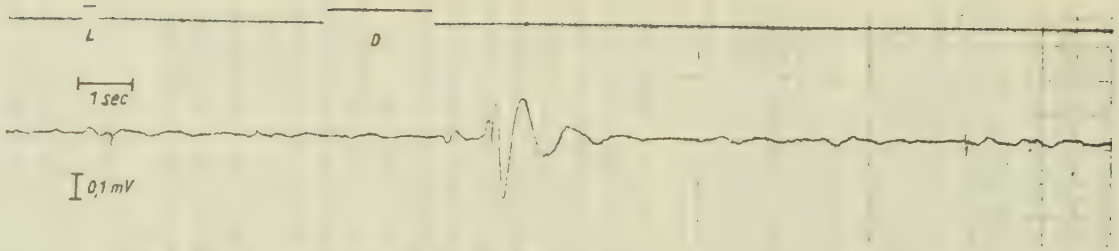

Abb. 5. Elektrische Aktivität des Bulbus olfactorius der Taube auf Duftreiz (Buttersäureäthylester) während eines kontinuierlichen Luftstromes. L: Beginn des Luftstromes, D: Duftreiz.

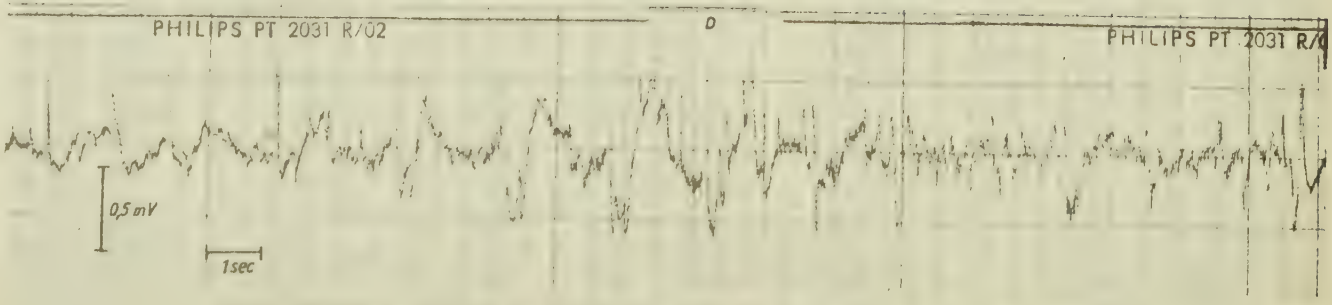

Abb. 6. Elektrische Aktivität des Bulbus olfactorius der Taube auf Duftreiz (Benzylaceton) während eines kontinuierlichen Luftstromes. D: Duftreiz.

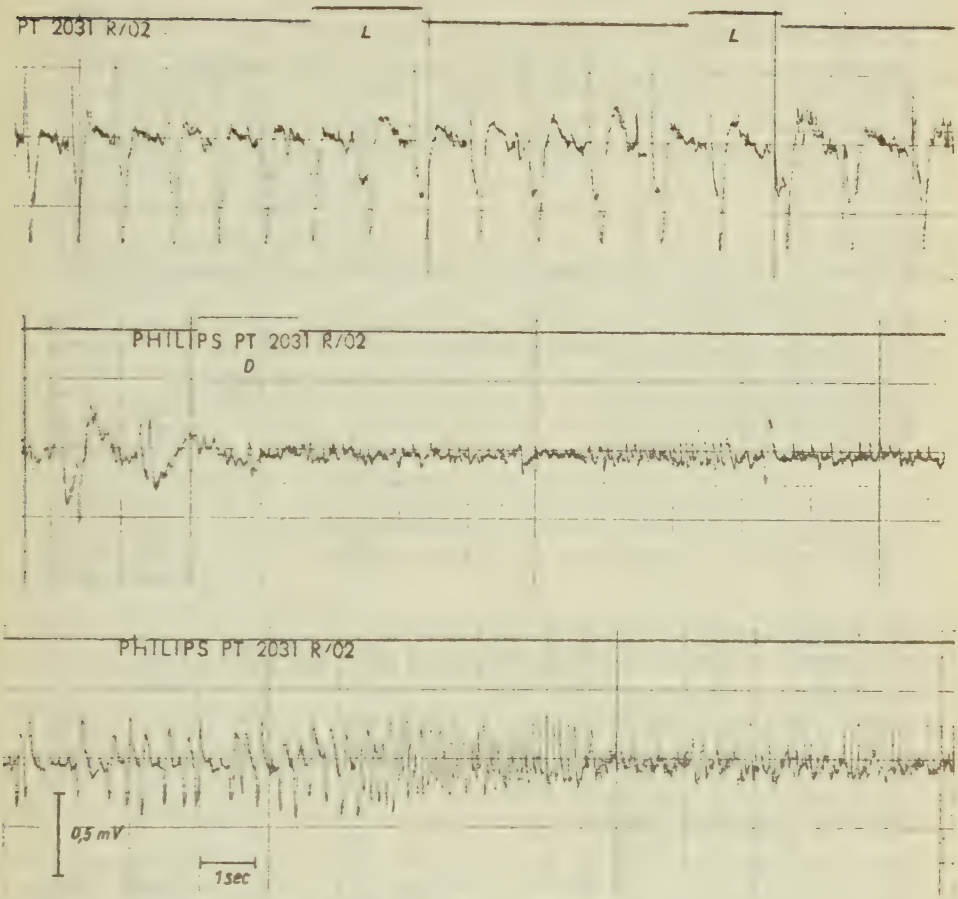

Abb. 7. Elektrische Aktivität des Bulbus olfactorius der Taube. Luftstrom diskontinuierlich. L: Luftstrom, D: dufthaltiger Luftstrom; Duft: Benzylaceton. Die abgebildeten Streifen schließen unmittelbar aneinander.

immer dichter aufeinanderfolgende Impulse größerer Amplitude. In der Folge bleibt zunächst die Frequenz unverändert, aber die Amplitude sinkt allmählich ab. Nach etwa 30 sec ist die Aktivität abgeklungen auf das Maß vor dem Riechreiz.

Aus diesen Befunden geht eindeutig hervor, daß — entsprechend dem histologischen Bild — das Riechepithel von Tauben funktionsfähig ist. Weiterhin ist erwiesen, daß die erste sekundäre Riechbahn (Mitralzellen) die Erregung der Sinneszellen weiterleitet.

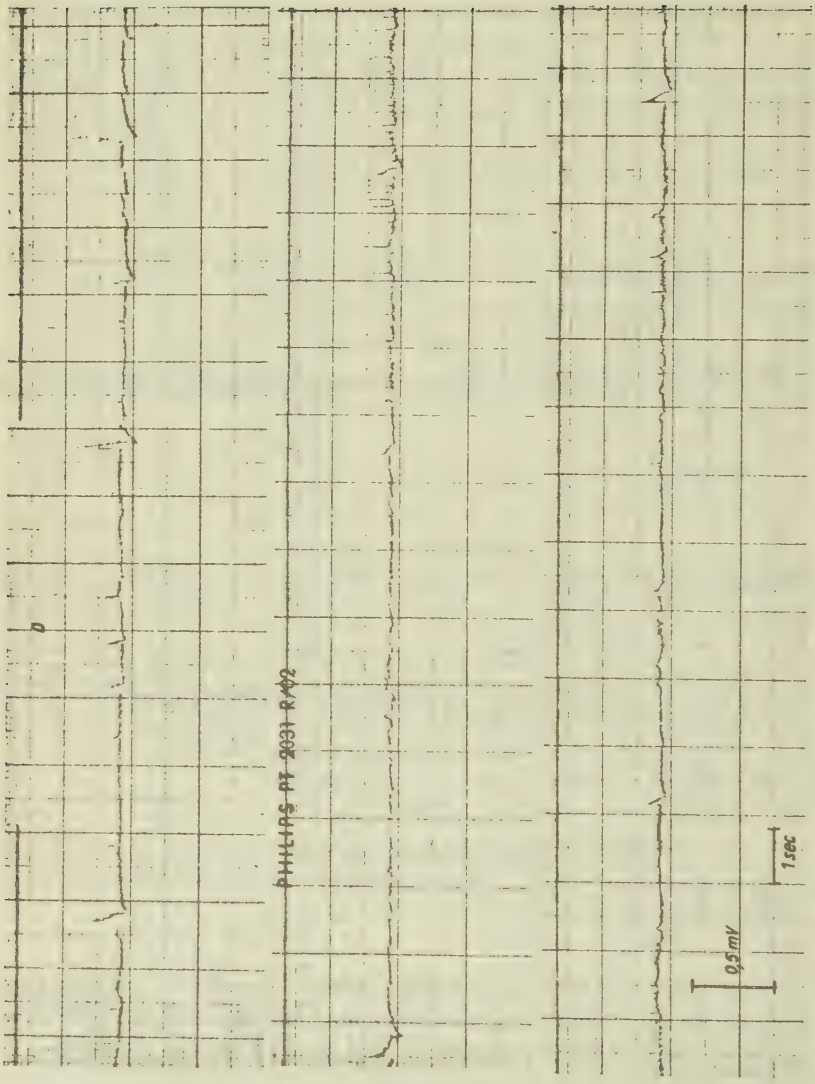

Abb. 8. Elektrische Aktivität des Bulbus olfactorius der Taube auf Duftreiz während eines kontinuierlichen Luftstromes. D: Duftreiz; Duft: Buttersäure, Buttersäureäthylester, Benzylaceton, Amylacetat, Eugenol, Kampheröl, Pyridin, Skatol. Die abgebildeten Streifen schließen unmittelbar aneinander.

3. Untersuchung spontaner olfactorischer Reaktionen

Nachdem bei Vorversuchen mit verschiedenen Vogelarten spontane, äußerlich sichtbare Reaktionen selbst bei Anwendung starker Gerüche — ausgenommen Ammoniak, Formalin und andere trigeminusreizende Stoffe — nie beobachtet werden konnten, wurde als registrierbare vegetative Reaktion die Atmung, die bei luftatmenden Wirbeltieren durch die verschiedensten Einwirkungen leicht beeinflußt wird, ins Auge gefaßt.

Material und Methode

Aus Gründen der leichteren Handhabung wurden Hausgänse (*Anser anser* L.) als Versuchstiere herangezogen. Die völlig zahmen Tiere wurden zuerst an eine Apparatur gewöhnt, die die Registrierung der Atmung ohne Störung ermöglichte (Abb. 9). Die Gans saß bequem in einem geräumigen Nest. Mit einem Gurt wurde hinter dem Schultergelenk ein dünnwandiger Gummischlauch von etwa 4 cm Durchmesser flach und locker angelegt. Von ihm führte ein dünner Luftschlauch zu einer Mareyschen Kapsel, deren Schreibhebel die auftretenden Druckänderungen auf einen Kymographen übertrug. Um alle Nebenreize, die die Atmung beeinflussen konnten, auszuschalten, wurde in einem verdunkelten, abseits gelegenen Raum gearbeitet. Die zur Bedienung der Apparatur erforderliche Mindestbeleuchtung wurde so aufgestellt, daß die Gans von den Hantierungen nichts bemerken konnte. Unter ihrem Kopf war eine Glasscheibe (mit einem Loche von 9 cm Durchmesser) in horizontaler Lage angebracht, die von einem Drahtnetz bedeckt war, das von der Lampe so angestrahlt wurde, daß die Reflexion der Gans ein Hindurchsehen unmöglich machte.

Nachdem durch mäßige Füllung mit Luft das System in eine günstige Schreiblage gebracht war, wurde zuerst abgewartet, bis die Gans ruhig und gleichmäßig atmete. Dann wurde ein vorbereitetes Gefäß (1 L-Schliffflasche) mit einer konzentrierten Duftprobe geräuschlos geöffnet und für 20—40 Sekunden unter den Schnabel des Tieres gebracht, ohne daß dieses etwas sehen konnte. Gleichzeitig wurde die Taste für den Reizschreiber gedrückt. Zur Kontrolle der Verläßlichkeit des Verfahrens mußten vor, nach und zwischen den Darbietungen von Duft immer wieder Gefäße mit Wasser an Stelle von Duftstoff in gleicher Weise unter den Schnabel gebracht werden.

Nach jedem Duftversuch wurde durch gründliches, mindestens 10 Minuten langes Lüften der Raum duftfrei gemacht. Es ist jedoch zu bemerken, daß bei den Versuchen mit Wasser auf die

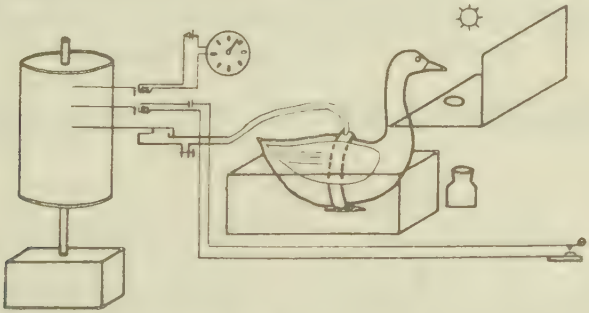

Abb. 9. Schema der Versuchsanordnung zur Untersuchung der Atemreaktionen auf Geruch.

absolute Ruhe der Tiere nicht so geachtet wurde wie bei den Duftversuchen, da die Wasserversuche öfters wiederholt werden konnten, ohne daß Lüftung notwendig war. Es ist dies ohne Zweifel ein Grund, warum der Prozentsatz der positiven Wasserversuche (s. u.) so hoch ist.

Ergebnisse

Ganz allgemein wird bei Geruchsreiz die bis dahin gleichmäßige Atmung mit verhältnismäßig schneller Inspiration und danach zuerst schneller, später langsamer Exspiration unregelmäßig. Oft ist der erste Atemzug nach dem Reiz verkürzt und der nächste verlängert oder es kommt zu kleinen Zwischenatemstößen, die den Verlauf der Ausatmungskurve stark verändern. Im Gegensatz dazu tritt bei den Kontrollversuchen mit Wasser keine Atemänderung auf.

Abb. 10 zeigt das Verhalten bei Reizen mit hoher Konzentration von Äthylmercaptan, Abb. 11 mit Skatol. Außerdem wurden noch Versuche mit Formalin und einem Vielfachgemisch aromatischer Duftstoffe durchgeführt. Bei allen Stoffen waren positive Reaktionen zu verzeichnen.

Nicht immer brachten die Versuche so eindeutige Befunde wie die im Bild vorgeführten, da spontane Änderungen der Atmung, wie sie im Verlauf einer sonst regelmäßigen Atmungskurve immer wieder ohne erkennbaren Anlaß vorkommen, sich auch bei Darbietung von Wasser zeigten; insbesondere auch deswegen, weil aus den oben angeführten Gründen auf die absolute Ruhe des Versuchstieres hierbei kein so großer Wert gelegt wurde. Ferner waren äußere Störungen nicht immer zu vermeiden. Schließlich waren nicht bei allen Geruchsreizen die Atmungsänderungen voll überzeugend; so wurden bei wiederholter Darbietung des Riechreizes während einer Versuchsserie die Reaktionen immer schwächer. Infolgedessen mußten bei der

Abb. 10. Kymogramm der Atmung von Gans Nr. 1 bei Darbietung von Äthylmercaptan und Wasser. Zeitschreibung 5 sec.

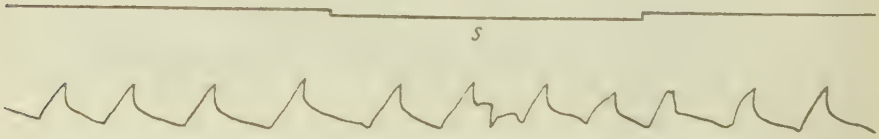

Abb. 11. Kymogramm der Atmung von Gans Nr. 3 bei Darbietung von Skatol.

Auswertung drei Gruppen gebildet werden: 1. positive Reaktionen bei Duft aber auch bei Wasser, 2. Ausbleiben einer Reaktion und 3. nicht eindeutig den beiden ersten Gruppen einzuordnende Fälle.

Unter sorgfältiger Berücksichtigung aller kritischen Gesichtspunkte erhält man das in Tabelle 1 zusammengestellte Ergebnis.

Tabelle 1 Spontane Atemreaktionen von Hausgansen auf Geruchsreize

Tier	Dargebotener Stoff	Versuchszahl	Reaktion		
			positiv	negativ	zweifelhaft
Männchen 1	Äthylmercaptan	11	7	3	1
	Formalin	4	4	0	0
	aromat. Gemisch	4	1	3	0
	Wasser	8	0	8	0
Weibchen	Äthylmercaptan	27	16	6	5
	Skatol	26	9	10	7
	Wasser	95	26	57	12
Männchen 2	Äthylmercaptan	5	4	0	1
	Skatol	15	14	0	1
	Wasser	42	15	19	8

Von den in der Tabelle enthaltenen Duftstoffen ist nur Skatol „reiner Duftstoff" im Sinne von Skramliks (1924), während Formalin, Äthylmercaptan und auch das aromatische Gemisch „gewöhnliche Duftstoffe" sind, die nicht nur die olfaktorischen Receptoren, sondern auch die freien Nervenendigungen des Nervus trigeminus in der Nase reizen. Bei Formalin ist dies besonders auffällig. Obwohl diese für den Menschen getroffene Einteilung in ihrer Bedeutung für die Vögel nicht sicher abgeschätzt werden kann, erscheint es geboten, für die Frage der olfaktorischen Perception allein den reinen Duftstoff Skatol ins Auge zu fassen. Hierfür ergeben sich im Vergleich zu Wasser insgesamt die in Tabelle 2 zusammengestellten Zahlen.

Tabelle 2 Spontane Atemreaktionen von zwei Hausgansen auf Skatolgeruch im Vergleich zu Wasser.

	Dargebotener Stoff	Versuchszahl	Reaktion		
			positiv	negativ	zweifelhaft
	Skatol	41	23	10	8
	Wasser	145	41	84	20

Wahrscheinlichkeit für die Zufälligkeit des Ergebnisses $P = 0{,}0007$

Der Unterschied zwischen Wasser und Skatol ist zwar augenscheinlich, aber vielleicht nicht unmittelbar überzeugend. Nach einem χ^2-Verfahren läßt sich prüfen, ob die Häufigkeit in den drei Klassen für Wasser und Skatol Stichproben aus dem gleichen Kollektiv sein können:

$$\chi^2 = \frac{1}{n \cdot n'} \cdot \sum \frac{(z_i \cdot n' - z_i \cdot n)^2}{z_i + z_i'}$$

Man erhält für χ den Wert 27, was einer Wahrscheinlichkeit von $P = 0{,}0007$ entspricht. Damit ist erwiesen, daß die Gänse in ihren Atemreaktionen gegenüber dem reinen Duftstoff Skatol sich anders verhielten als gegenüber Wasser. Das kann nur bedeuten, daß die Gänse mit Hilfe eines chemischen Sinnes auf Skatol reagiert haben. Der allgemein-chemische Sinn kommt wegen des „reinen" Duftstoffes Skatol nicht in Frage, wenn die Verhältnisse bei Vögeln in dieser Hinsicht denen der Säuger entsprechen. Der Geschmacksinn scheidet aus, weil die Schmeckschwellen bei Vögeln ebenso wie bei Säugern so hoch liegen, daß die verwendeten Konzentrationen bei weitem nicht zur Erregung ausreichen. So kann nur der Geruchsinn selbst erregt worden sein. Die Schwäche der auf diesem Wege bei Anwendung stärkster Duftkonzentrationen ausgelösten spontanen Reaktionen muß im Hinblick auf den Ausgang der nachfolgend geschilderten Dressurversuche besonders hervorgehoben werden.

4. Dressurversuche

Nachdem es gelungen war, spontane olfaktorische Reaktionen bei Gänsen nachzuweisen, erschien es wünschenswert, in Anlehnung an erfolgreiche Autoren Vögel auf Riechreize zu dressieren und Riechschwellen zu bestimmen. Alle diesbezüglichen Versuch schlugen jedoch fehl.

a) Dressurversuche mit Tauben. Duftstoff: Buttersäure

In einer Dreifach-Wahlapparatur sollten Tauben lernen, von drei Eingängen den zum Futter führenden am Geruch zu erkennen. Die Apparatur bestand aus einem Kasten, den die Tiere in freiem Anflug erreichen konnten und von dem aus drei mit beweglichen Stäben verschließbare Öffnungen in ein Abteil mit Futter führten. Nur bei dem bedufteten Eingang waren die Stäbe nicht blockiert, was die Taube erst bei kräftiger Berührung feststellen konnte. Als Duftstoff diente Buttersäure, die sich auf Filtrierpapier in einem Glasröhrchen befand, das in den Eingang hineinragte. Auskleidung der Eingänge mit Plexiglas und ein ständiger leichter Luftstrom in Längsrichtung der Apparatur sowie Ausblasen der Apparatur mit Warmluft vor jedem Wechsel der Duftmarkierung sorgten dafür, daß immer nur der zu öffnende Eingang mit Duft erfüllt war, was mit der menschlichen Nase kontrolliert wurde.

Tabelle 3 Ergebnisse mit Tauben in einer Dreifachwahlanlage; Dressur auf Buttersäure

I	Taube Nr.	81	93	97	102	109	110	393
II	Zahl der Durchgänge	219	206	193	218	126	112	209
III	richtige Wahlen	93	77	74	63	32	44	92
IV	richtige Wahlen %	42,5	37,4	38,3	28,9	25,4	39,2	44,0
	Zufallserw. 33,3 %	± 11	± 11	± 11	± 11	± 14	± 14	± 11
V	richtige Wahlen der letzten 30	14	10	14	7	10	13	13
VI	davon Zweit- und Mehrfachwahlen	13	9	12	7	9	11	9
VII	% richt. Wahlen der letzten 30	46,6	33,3	46,6	23,3	33,3	43,3	43,3
	Zufallserw. 33,3 %	+ 29	— 26					

Die Fehlergrenzen wurden nach den graphischen Tafeln von Koller (1940) ermittelt. Taube Nr. 109 war sehr scheu und wurde daher vorzeitig entfernt. Nr. 110 wählte überaus zaghaft und nur bei großem Hunger. Sie erreichte daher nicht die Durchgangszahlen der übrigen Tauben, obwohl ihr die gleiche Zeit zur Verfügung stand.

Zur besseren Übersicht ist das Dressurergebnis in Tabelle 3 zusammengefaßt. Berücksichtigen wir nur die letzten 30 Versuche (Spalte V u. VII), so zeigen Nr. 93, 102 und 109 ein eindeutig negatives Ergebnis, d. h. sie ließen sich auf Buttersäure als Duftstoff in der angegebenen Versuchsanordnung nicht dressieren. Auch die Werte der übrigen Tauben liegen noch innerhalb der Fehlergrenze. Die etwas hoch erscheinenden Prozentsätze erklären sich aus der Zahl der richtigen Wahlen nach mehreren falschen bzw. einer richtigen bei gleicher Stellung der Sperrstäbe und des Duftröhrchens. Aus rationellen Gründen wurde die Wahlsituation erst dann geändert, wenn die einzelne Taube bei zwei aufeinanderfolgenden Wahlen keinen Fehler mehr machte. Wieviele der richtigen Wahlen erst nach mehreren Versuchen getroffen wurden, zeigt Spalte VI. Die Zahl der richtigen Wahlen während der letzten 30 Durchgänge liegt auch bei Einbeziehung der Zweit- und Mehrfachwahlen bei allen Tieren noch innerhalb des Zufallbereichs.

Die Versuche wurden abgebrochen, da eine weitere Fortsetzung keinen sicheren Fortschritt versprach.

b) Dressurversuche mit Tauben. Duftstoff: Eugenol

In dieser Versuchsreihe sollten Tauben lernen, vergälltes Wasser in Verbindung mit Eugenolduft von unvergälltem ohne Duftmarkierung zu unterscheiden.

Das Trinkwasser wurde in kleinen Glasschälchen, die in größeren standen, angeboten. Die größeren Schälchen enthielten den Duftstoff. Größtes Augenmerk

mußte darauf verwandt werden, daß der gelbliche Duftstoff oder irgendwelche Merkmale an den Schälchen wie Kratzer, Lufteinschlüsse u. dgl. den Tauben nicht als Anhaltspunkte dienen konnten. Derartige geringe Unterschiede wurden von den Tieren sofort wahrgenommen und sie wählten dann bis zu 100% richtig (von 20 Wahlen). Durch Verwendung einer ganzen Serie gelbgefärbter Schalen konnte optische Orientierung ausgeschaltet werden.

Wichtig war auch, daß die Flüssigkeiten in den Gefäßen gleich hoch standen. Vorübergehend richteten sich die Tiere nach dem Flüssigkeitsstand, als nicht darauf geachtet und zuviel Wasser nachgefüllt wurde.

Bei der Vergällung des Trinkwassers erwies sich das von Zahn bei seinen Futterversuchen angewandte Chininsulfat als völlig unwirksam. Die Tauben tranken konzentrierte Chininsulfatlösung wie reines Wasser, dagegen waren sie gegen Kochsalzzusatz äußerst empfindlich.

Es wurden immer gleichzeitig zwei Gefäße vorgesetzt, von denen das eine vergälltes Wasser und Eugenol, das andere nur reines Wasser enthielt. Nach jeder Wahl wurden die Gefäße vertauscht mit dem Ziel, eine Ortsdressur weitgehend auszuschalten. Zwei Tauben wählten bei dieser Anordnung insgesamt 1024mal. Das eine Tier wählte 520mal, davon 268mal richtig (51,5%), das andere 504mal, davon 288mal richtig (57,1%) Von den letzten 50 Wahlen waren jeweils 25 richtig. Damit war ein Lernerfolg nicht nachzuweisen, doch zeigte dieser wie auch die folgende Versuche, wie leicht ein Untersucher durch die sehr präzise optische Wahrnehmung der Vögel getäuscht werden kann.

c) Dressurversuche mit einem Rotkehlchen. Duftstoff: Amylacetat

Bei Zahn erzielte ein Rotkehlchen bei Dressur auf Benzaldehyd gegen Wintergrünöl in Verbindung mit vergällten Mehlwürmern 80% richtige Wahlen. Nach Wagner lernten Rotkehlchen bereits nach 4—6 Versuchen mit jedem der angewandten Gerüche (Skatol, Rosen-, Hopfen- und Krauseminzöl) den dazugehörigen Geschmack des mit Chinin vergällten Mehlwurms zu verbinden.

In unseren Versuchen diente Amylacetat ($CH_3COOC_5H_{11}$) als Warnreiz in Verbindung mit Futter (käufliches Weichfresserfutter und Mehlwürmer), das mit Kochsalz vergällt wurde. Die von Zahn und Wagner angegebene Vergällung mit Chininsulfat erwies sich erneut als unwirksam. Bei der Vergällung der Mehlwürmer mußte durch Abschneiden des Kopfes dafür gesorgt werden, daß das Vergällungsmittel in das Innere eindringen konnte. Duftstoff und Futter wurden in ähnlicher Weise wie bei den vorher angeführten Taubendressuren angeboten.

Insgesamt wählte das Rotkehlchen 242mal, davon erzielte es 124 richtige Wahlen (51,2%) und blieb damit völlig im Zufallsbereich. Eine Dressur auf Amylacetat als Warnreiz war somit nicht gelungen. Vorübergehend stieg der Prozensatz der positiven Wahlen etwas an, sank aber sofort auf die Zufallserwartung, als die Versuche im

abgedunkelten Raum durchgeführt wurden. Es handelte sich offenbar um optische Orientierung: das vergällte Futter machte einen etwas feuchteren Eindruck, obwohl auch das unvergällte mit etwas Wasser benetzt wurde.

d) Dressurversuche mit einer Blaumeise. Duftstoff: Skatol

Nach Zahn ließ sich eine Blaumeise mit Erfolg auf Skatol dressieren: „Bereits nach den ersten zehn Einzelversuchen lernte die Blaumeise den Warnreiz meiden." Durch progressive Verdünnung einer konzentrierten alkoholischen Skatollösung konnte Zahn sogar eine Art Schwelle bestimmen. Nachdem die Dressur von Tauben und Rotkehlchen fehlgeschlagen war, wurde der Zahnsche Versuch mit einer Blaumeise und dem gleichen Duftstoff wiederholt.

Skatol (3-Methyl-indol) liegt in Form braunroter Kristalle vor. Bei den ersten 225 Versuchen wurde eine Spatelspitze des durch Zerreiben gewonnene Pulvers in das Gefäß mit dem vergällten Futter gegeben. Bei den folgenden 109 Einzelversuchen wurde eine konzentrierte Lösung des Duftstoffes in 80%igem Alkohol verwandt, obgleich eine Intensivierung des Geruchs dabei nicht festzustellen war. Zahn hat von einer solchen Lösung zehn Tropfen auf ein Filter gegeben und dieses in die äußere Schale gelegt, darauf einen Drahtrost von 3 mm Höhe und auf diesen ein schwarzes Filtrierpapier. Auf das Ganze und in die äußere Petrischale hinein wurde die kleinere Futterschale gestellt. Nach unseren Beobachtungen ließ sich bei dieser Versuchsanordnung nicht vermeiden, daß das durch die Skatollösung intensiv rot gefärbte Filtrierpapier seitlich durch die Glaswand der Gefäße hindurchschimmerte. Es stand von vornherein fest, daß die Blaumeise das als Schlüssel benützen würde. Aus diesem Grund wurde die untere Hälfte der Schalen gelb angestrichen und auf weißes, schwarzes Filtrierpapier und Drahtrost verzichtet.

Als Futter dienten wie bei Zahn die Larven von *Tenebrio molitor* L. Auch hier erwies sich erneut das Einlegen der Larven in konzentrierte Kochsalz- oder Chininsulfatlösung als unwirksam. Die Larven mußten zerschnitten und für 5—6 Stunden in Kochsalzlösung gelegt werden, um die Meise vom Fressen abzuhalten.

Nach ungefähr 60 Versuchen wählte die Meise öfters richtig als der Zufall erwarten ließ. Kontrollversuche mit unvergällten Würmern ergaben jedoch, daß die Meise vergällte Mehlwürmer, die einen halben Tag in Salzwasser gelegen hatten, von solchen, die die gleiche Zeit in Leitungswasser lagen, unterscheiden konnte. Die Mehlwurmstücke wurden daher unmittelbar in den Wahlschalen in Salzlösung bzw. Wasser gelegt. Da die Larven auf Kochsalzlösung schwimmen, während sie in Wasser untergehen, wurden sie auf dem Schalenboden festgeklebt. Um eine Dressur auf die Lage der Wurmstücke auszuschalten, wurde mit 20 Schalen gearbeitet und die Stücke vor jeder Versuchsreihe erneuert.

Die Blaumeise wählte so insgesamt 334mal zwischen vergälltem Futter in Verbindung mit Skatol als Warnreiz und unvergälltem ohne Duftstoff, davon 178mal

richtig (53,3%), d. h. das Dressurergebnis ist eindeutig negativ; doch zeigte sich hier besonders deutlich, wie gut das Lernvermögen der Vögel auf optische Reize ausgebildet ist.

e) Dressurversuche mit einer Amsel. Duftstoff: Rosenöl und Eugenol

Nach Zaux ließ sich eine Amsel (*Turdus merula* L.) mit Erfolg auf Duftunterscheidung (Rosenöl gegen Nelkenöl) dressieren, wobei sie bei den letzten 20 Versuchen von insgesamt 100 zu 100% richtig wählte. Mit Ausnahme der Meisen- und einer Stockentendressur hat Zaux alle seine erfolgreichen Dressuren auf zwei Duftstoffe durchgeführt. Allgemein gelten in der Riechphysiologie Geruchsunterscheidungsdressuren für schwerer als Dressuren auf einen Duftstoff allein. Trotzdem wurden nun mit einer Amsel Versuche in dieser Richtung unternommen, da bei Vögeln ja das Gegenteil der Fall sein konnte.

Als Futter dienten wieder Larven von *Tenebrio molitor*. Da sich die Amsel durch kein Vergällungsmittel vom Verzehr abhalten ließ, wurden die in gleicher Weise wie bei der Blaumeisendressur zur Wahl stehenden Glasschalen mit Filtrierpapier abgedeckt und der Warnreiz (Rosenöl) durch elektrische Schläge vermittels eines leitenden Blechrostes unterstützt.

Eine Dressur auf Unterscheidung der beiden Duftstoffe gelang nicht. Bei den letzten 20 von insgesamt 285 Wahlen wählte die Amsel 9mal richtig (45%). Sehr leicht gelang dagegen bei gleicher Versuchsanordnung Dressur auf optische Merkmale in Form eines farbigen Papiers als Warnreiz gegen ein weißes. Bei den letzten 20 Wahlen von insgesamt 40 erzielte die Amsel 19 richtige (95%).

f) Dressurversuche mit Gänsen. Duftstoff: Buttersäure

In Anlehnung an die Untersuchungen von Michelsen (1959) wurden Gänse, die sowohl hinsichtlich der Ausbildung ihres Geruchsorgans und ihrer Lebensweise als auch auf Grund der vorausgegangenen Befunde gute Voraussetzungen zur Annahme eines Riechvermögens boten, auf Buttersäure dressiert. Dabei sollten die Tiere lernen, in Duft- oder Luftatmosphäre zwischen zwei verschieden gefärbten Marken zu wählen, um sich eine Belohnung zu verschaffen. Die Versuchsapparatur bestand aus einem Glasbehälter, dessen Vorderseite eine Öffnung enthielt, durch die die Gänse ihre Köpfe stecken konnten, und in dem eine rote und eine blaue Glasschale standen. Oben konnten in den Behälter ein Luft- oder Duftstrom geleitet, unten durch eine Öffnung abgesaugt werden. Vor jedem Versuch wurde eine der Glasschalen mit einem Salatblatt versehen und beide Schalen und die Frontöffnung mit Korkstopfen verschlossen. Diese trugen Kunststoffzipfel, an denen die Gänse sie abziehen konnten. Die eingeleitete Luft- bzw. Duftmenge konnten mittels eines Rotameters überwacht werden. Bei jeder Umstellung von Duft- auf reinen Luftstrom wurde der Apparat 10—15 min bis zur völligen Duftfreiheit ausgesaugt.

Der Buttersäurestrom hatte die bei Zimmertemperatur maximale Konzentration von durchschnittlich 1.2×10^{-16} g cm^3. Trotz schneller Vertrautheit mit der Apparatur vermochten die Tiere nicht eine Assoziation Luft—blaues Gefäß bzw. Duft—rotes Gefaß herzustellen. Das Männchen erzielte unter den letzten 50 von insgesamt 691 Wahlen 23, das Weibchen von insgesamt 729 unter den letzten 50 Wahlen 27 richtige.

Kontrollversuche, bei denen statt des Riechreizes ein akustisches Zeichen (Klingel) gegeben wurde, ergaben jedoch, daß die Versuchsanordnung an das Assoziationsvermögen der Tiere zu hohe Anforderungen stellte; denn nach je 350 Wahlen pro Tier wurde auch der Zusammenhang zwischen akustischem Zeichen und Farbe des Futtergefäßes noch nicht erfaßt. Unter diesen Gesichtspunkten müssen die Ergebnisse Michelsens an einer wesentlich komplizierteren Versuchsanordnung mit einigem Vorbehalt betrachtet werden.

C. Diskussion der Ergebnisse

Dressurversuche mit Vögeln auf Duftstoffe haben — wie erwähnt — wiederholt zu sehr widersprechenden Ergebnissen geführt. Bei sorgfältiger Ausschaltung anderer als geruchlicher Orientierungsmöglichkeiten ist es auch in den eigenen Versuchen nicht gelungen, Tauben, ein Rotkehlchen, eine Amsel, eine Blaumeise und Gänse nach verschiedenen Methoden auf Duftstoffe zu dressieren, obgleich durch histologische und elektrophysiologische Untersuchungen an Tauben und durch den Nachweis spontaner olfactorischer Atemänderung bei Gänsen die Funktionsfähigkeit des Riechorgans erwiesen worden war.

Vergleichsversuche zu den Untersuchungen Zahns zeigten, daß bei Vögeln mit sehr präziser optischer Wahrnehmung gerechnet werden muß, die leicht eine geruchliche Wahrnehmung vortäuschen kann. Die Versuche Michelsens konnten nur annähernd wiederholt werden, wobei die Versuchstiere im wesentlichen bereits an der vereinfachten Dressurmethode scheiterten.

Für den Mißerfolg der Dressurversuche lassen sich zunächst folgende Gründe anführen:

1. Die Versuchsanordnung. Sehen wir von den Gänsedressuren ab, so wurden mit Ausnahme der ersten Taubendressuren die Duftstoffe mit vergälltem oder unvergälltem Futter kombiniert. Eine Weg-Duft-Kombination wurde bei den ersten Taubendressuren angewandt; sie erscheint weniger günstig. Es sind keinerlei geruchlich bestimmte Verhaltensweisen bei Vögeln bekannt; wenn überhaupt, könnte der Geruchsinn bei der Nahrungsaufnahme eine Rolle spielen. Diese Überlegung ließ die Futter-Duft-Kombination aussichtsreicher erscheinen.

2. Die Duftstoffe. Soweit wir durch Versuche und Beobachtungen orientiert sind, haben sich innerhalb der Wirbeltierreihe immer wieder die gleichen Riech-

stoffe als wirksam erwiesen. Selbst Insekten reagieren auf Duftstoffe, die auch vom Menschen gerochen werden. Die Ergebnisse der elektrophysiologischen Versuche und die spontanen olfaktorischen Atemänderungen nach Reizung mit Skatol und Merkaptan sprechen dafür, daß die Vögel hier keine Ausnahme machen.

3. Die Versuchstiere. Bei Ausschluß der unter 1. und 2. genannten Gründe muß die Ursache der erfolglosen Dressurversuche im mangelhaften Riechvermögen der untersuchten Vogelarten selbst gesehen werden. Es bleibt damit ein Widerspruch zwischen der elektrophysiologischen Aktivität des Geruchsorgans und den spontanen olfactorischen Reaktionen auf der einen und den ergebnislos verlaufenen Dressurversuchen auf der anderen Seite. Zur Erklärung dieses Widerspruchs möchte ich die von W. Neuhaus (1963) gezogenen Schlußfolgerungen in völliger Übereinstimmung hier wörtlich zitieren:

„Um ihn (den angeführten Widerspruch) zu verstehen, muß auf die zentralen Riechbahnen hingewiesen werden. Die sekundären und tertiären olfaktorischen Faserzüge der Vögel sind im Gegensatz zu den Säugern schwach entwickelt, insbesondere die im Vorderhirn endenden Strahlungen, die zum Beispiel zum Ganglion epistriaticum ziehen. Besser ausgebildet ist dagegen die Verbindung zum Hirnstamm, nämlich der zum Zwischenhirn ziehende Tractus olfacto-habenularis. Da bei den Reptilien und besonders bei den Säugetieren die olfaktorischen Faserzüge im Vorderhirn besser ausgebildet sind, darf man vermuten, daß sie bei den Vögeln sekundär reduziert sind, während die Stammhirnverbindungen erhalten blieben. Bei den höheren Wirbeltieren ist die Assoziationsfähigkeit in der Hauptsache auf das Vorderhirn beschränkt. Optische und akustische Bahnen und Kerne sind hier auch bei den Vögeln gut entwickelt, was ihrer Lernfähigkeit auf diesen Gebieten entspricht. Da nun die für eine Lernfähigkeit auf olfaktorischem Gebiet erforderlichen histologischen Strukturen schwach ausgebildet sind, ist es sehr wahrscheinlich, daß trotz eines ausreichend entwickelten Sinnesapparates Dressurversuche auf olfaktorischem Gebiet nur schwer gelingen. Auch beim Menschen ist die geruchliche Lernfähigkeit vermutlich als sekundär wesentlich schlechter gegenüber einem Hund mit seinem ausgezeichneten Geruchsgedächtnis zu bezeichnen. Infolge der wohlausgebildeten Riechverbindungen zum Stammhirn erscheinen dagegen spontane, insbesondere vegetative Reaktionen bei Vögeln durchaus möglich."

Damit wird das Mißlingen der Dressurversuche darauf zurückgeführt, daß sich bei den untersuchten Vogelarten bedingte Reflexe auf olfactorische Reize nicht oder nur schwer bahnen können. Die spontanen vegetativen Atemreaktionen dagegen tragen den Charakter unbedingter Reflexe; doch darf ihr Auftreten wegen der zahlreichen in die Bahnen eingeschalteten Synapsen nicht mit der Sicherheit des Patellar-Reflexes erwartet werden. Ob noch andere vegetative olfactorische Reaktionen auftreten, wurde nicht untersucht. Abschließend können wir feststellen, daß den histologischen und elektrophysiologischen Befunden entsprechend olfaktorische Reaktionen

bei Vögeln möglich sind, die aber verglichen mit den optisch, akustisch und mechanisch bedingten Reaktionen von sehr untergeordneter Bedeutung sind.

D. Zusammenfassung

Das Geruchsorgan der Vögel gleicht in seiner Anatomie im Prinzip dem der übrigen luftatmenden Wirbeltiere. Das Riechepithel beschränkt sich bei vielen Arten in seiner Ausdehnung nicht auf die Riechhöhle und Postconcha, sondern bedeckt auch die Oberseite der Concha und einen Teil des Septums. Das Epithel zeigt den bekannten Aufbau aus Riech-, Stütz- und Basalzellen. Genauere Werte über die Zahl der Riechsinneszellen, wie wir sie von den Säugern, insbesondere vom Hund kennen, sind nicht bekannt. Eigene histologische Untersuchungen an Tauben lassen die Sinneszellen als vollkommen funktionstüchtig erscheinen. Die von der Formatio bulbaris überzogenen Lobi olfactorii zeigen im Zuge zunehmender Geschlossenheit von den niederen zu den höheren Ordnungen eine deutliche Rückbildung. Von den zentralen sekundären und tertiären Riechbahnen sind die im Vorderhirn endenden Strahlen im Gegensatz zu den Säugetieren und Reptilien nur schwach entwickelt; besser ausgebildet ist nur der zum Diencephalon ziehende Tractus olfactu-habenularis.

Das Riechvermögen der Vögel war in der Vergangenheit Gegenstand zahlreicher Untersuchungen, deren Ergebnisse einander sehr widersprechen. Neben den histologischen Befunden erbrachte der Nachweis der elektrischen Aktivität des Bulbus olfactorius nach Reizung des Riechepithels mit Duftstoffen den endgültigen schlüssigen Beweis für die Funktionsfähigkeit des Riechorgans. Daß olfactorische Reize auch perzipiert und zentral verarbeitet werden, zeigte sich an der Änderung des Atemrhythmus auf die Darbietung des reinen Duftstoffes Skatol im Vergleich zur Darbietung von Wasser bei Gänsen. Ausgedehnte Dressurversuche mit Tauben, Rotkehlchen, Blaumeisen, Amseln und Gänsen nach unterschiedlichen Methoden und auf verschiedene Duftstoffe (Buttersäure, Eugenol, Amylacetat, Skatol, Rosenöl) führten in Übereinstimmung mit neueren Autoren dagegen zu keinem Erfolg. Vergleichsversuche zu den erfolgreichen Versuchen anderer Autoren zeigten jedoch, daß bei Vögeln mit sehr präziser optischer Wahrnehmung gerechnet werden muß, die leicht geruchliche Wahrnehmung vortäuschen kann.

Die Unterschiede der Reaktionen — einerseits das Nichtgelingen von Geruchsdressuren, andererseits positive spontane Atemänderungen — werden darauf zurückgeführt, daß von den zentralen Riechbahnen allein die zum Stammhirn führenden gut ausgebildet sind. Aus diesem Grunde können sich Assoziationen, wie sie die erfolgreiche Dressur erfordert, auf olfactorischem Gebiet nicht oder nur schwer ausbilden.

E. Literatur

Adrian, E. D., Potential oscillations in the olfactory organ. J. Physiol. **128** (21) (1955).

Bajandurow, B. I., und Larin, E. F., Contribution to the physiology of the olfactory analysator in birds. (Russisch). Trudi of the goverment medical institute Tomsk **2** (1935).

Cajal, S. R. y, Structura del bulbo olfactorio de las aves. Gaz. Sanitaria Municipal Barcelona 1893.

Calvin, A. D., Williams, C. M., and Westermoreland, N., Olfactory sensitivity in the domestic pigeon. Amer. Jour. Physiology **188** (2), 255—256 (1957).

Crosby, E. C., and Humphry, T., Comperative study of olfactory bulbs in vertebrates. Paper Mich. Acad. Sci. **24**, 95ff. (1938).

— — T., Olfactory formations in mammals, birds and reptiles. J. Comp. Neur. **71**,121ff. (1939).

Edinger, L., Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Tiere. 6. Aufl., F. C. W. Vogel, Leipzig 1900.

Gegenbaur, C., Über die Nasenmuschel der Vögel. Jenaische Zeitschrift **7**, 1—21 (1873).

Gehuchten, A. v., Anatomie du system nerveux de l'homme. 12. Aufl. Louvain 1897.

Giebel, C. G., Die Muscheln im Geruchsorgan der Singvögel nach C. I. Nitzsch's Untersuchungen. Zschr. f. d. ges. Naturwiss. **47**, 485—491 (1873).

Hamrum, C. L., Experiments on the senses of taste and smell in the bob-white quail. Amer. Midland Nat. **49**, 872—877 (1953).

Hill, A., Can birds semll? Nature **71**, 318—319 (1905).

Ishihara, K., Zur Kenntnis des Nasenhöhlenorgans der Vögel. Z. ges. Anat., Abt. I, **98**, 548—577 (1932).

Kappers, C. U. A., und Theunissen, W. F., Die Phylogenese des Rhinencephalons, des Corpus striatum und der Vorderhirnkommissuren. Folia Neurobiol. Leipzig **1** (2), 173—288 (1908).

Koller, E., Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. T. H. Steinkopff, Dresden und Leipzig 1940.

Krause, R., Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. Walter de Gruyter u. Co., Berlin 1922.

Michelsen, W. J., Procedure for studying olfactory discrimination in pigeons. Science **130**, 630—631 (1959).

Müller, A., Quantitative Untersuchungen am Riechepithel des Hundes. Z. Zellforschung **41**, 335—350 (1950).

Neuhaus, W., On the olfactory sense of birds. Proceedings of the First International Symposium held at the Werner Gren Center, Stockholm 1962, Symposium Publications Division, Pergamon Press, Oxford 1963.

Nolte, W., Zum Geruchsvermögen der Enten. Zool. Anz. **71**, 115—135 (1927).

Ottoson, D., Generation an Transmission of Signals in the Olfactory System. Proceedings of the First International Symposium held at the Werner Gren Center, Stockholm 1962, Symposium Publications Division, Pergamon Press, Oxford 1963.

Romeis, B., Mikroskopische Technik. Leibniz Verlag, München 1948.

Salverda ter Laag, P. B., L'eau que preferent les oisseaux pour boire et pour se baigner. Arch. Neerl. Physiol. **21**, 294—308 (1936).

Scarpa, Al., Anatomicae disquisitiones de auditu et olfactu. Ticini 1789.

Schultze, M., Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut, namentlich die Struktur und Endigungsweise der Geruchsnerven bei dem Menschen und den Wirbeltieren. Abhandl. d. Naturf. Ges. Halle, **7**, 1—100 (1862).

Skramlik, E. v., Die physiologische Charakteristik von riechenden Stoffen. Natw. **12**, 813—824 (1924).

Strong, R. M., On the olfactory organs and the sense of smell in birds. Jour. of Morph. **22**, 619 bis 661 (1911).

Soudek, S., The sense of smell in birds. 10ieme Congres Internat. de Zool. Budapest **1**, 755—765 (1927).

Technau, G., Die Nasendrüse der Vögel. J. Ornith. **84** (1936).

Turner, C. H., Morphology of the avian brain. J. Comp. Neur. u. Psychol. **1**, 39—92 (1891).

Wagner, H. O., Olfactory responses in birds. J. Ornith. **87**, 1ff. (1939).

Walter, W. G., Experiments on sense of smell in birds. Arch. neerland. Physiol. **27**, 1—72 (1943).

Zahn, W., Über den Geruchsinn einiger Vögel. Z. vergl Physiol. **19**, 785—796 (1935).

Anschrift des Verfassers: Ernst Fink, Zoologisches Institut der Universität Erlangen-Nürnberg.

Lebenslauf

Am 19. September 1935 wurde ich, Ernst Fink, als Sohn des jetzigen Oberforstmeisters i. R. Heinrich Fink und seiner Frau Charlotte, geb. Feicht, in München geboren.

Nach dem Besuch der Volksschulen Lohr/Main und Feucht/Nürnberg trat ich 1946 in das Neue Gymnasium Nürnberg ein und legte an der gleichen Anstalt 1954 das Abitur ab.

Im WS 54/55 und SS 55 schrieb ich mich an der Universität Erlangen für die Fächerverbindung Biologie-Chemie-Erdkunde ein. Vom WS 55/56 bis einschließlich SS 57 studierte ich die gleichen Fächer an der Universität München. Im WS 57/58 setzte ich mein Studium an der Universität Erlangen fort und legte im Herbst 1959 den 1. Teil des wissenschaftlichen Examens für das Lehramt an Höheren Schulen in den Fächern Biologie und Erdkunde und im Herbst 1960 den 2. Teil in dem Fach Chemie ab.

Nach der Referendarzeit wurde ich im Dezember 1962 an die Oberrealschule mit Gymnasium in Memmingen versetzt und im März 1963 als Studienassessor in den Bayerischen Staatsdienst als Beamter auf Probe übernommen.

Buchdruck und Fotodruck: Ludwig Müller, Erlangen, Fahrstraße 5